Mitt. Bot. Staatssamml. München	10	589—603	1. 12. 1971

QUELQUES NOTES MORPHOLOGIQUES SUR LES CYPÉRACÉES

J. RAYNAL

RÉSUMÉ

Les inflorescences de Cypéracées sont ici interprétées en fonction des idées de Troll sur les inflorescences de renfort. Cette théorie semble pouvoir en particulier expliquer le polymorphisme parfois élevé des anthèles. L'inflorescence minimale terminale fait l'objet d'une tentative de délimitation biométrique ; elle serait, au sein d'une espèce donnée, d'un volume maximum assez constant.

Chez *Cyperus Papyrus*, des rameaux collatéraux sont mis en évidence, ainsi que la constance d'une troncature de l'inflorescence.

La préfeuille des Cypéracées, très comparable à celle des autres Monocotylédones, est toujours présente dans les ramifications de l'inflorescence, et n'est jamais « intraspiculaire » ; elle ne peut servir à définir différents types d'épillets.

L'apparente distinction, classique, entre bractées insérées en hélices ou au contraire selon des orthostiques pourrait sans doute être avantageusement remplacée par l'étude des hélices foliaires, la spirodistichie pouvant expliquer les passages d'un type à l'autre.

Enfin, l'épillet des Cypérées comme des Rhynchosporées et sans doute aussi des Sclériées, est un racème et non un sympode.

SUMMARY

The inflorescences of Cyperaceae are interpreted through Troll's ideas about supply inflorescences. This theory seems to explain the often highly polymorphic umbellate inflorescences. An attempt is made to delimitate the central « minimal » inflorescence through biometrical measurements; this central inflorescence should be of a rather constant composition for a given species.

In *Cyperus Papyrus* collateral rays are displayed, together with a consistent truncature of the main inflorescence.

The prophyll of Cyperaceae, quite homologous to the prophyll of other Monocots, is always present in the flowering branches, but is never "intraspicular"; it cannot be used in distinguishing different types of spikelets.

The classical distinction between glumes inserted on straight or twisted lines could be advantageously replaced by a study of the foliar helices; spirodistichy could explain transitions between the two categories.

Lastly, the spikelet of Cypereae, Rhynchosporea and probably also Sclerieae is of racemose, not cymose, structure.

Depuis les origines de la taxonomie, la préoccupation majeure des cypérologues est de reconnaître les homologies que peuvent offrir les Cypéracées à travers la variété de leurs inflorescences ; en l'absence de périanthe net, la délimitation même des fleurs et leur homologation a fait l'objet de recherches et controverses ; bien qu'en définitive il s'agisse, même à ce niveau, d'étudier les ramifications ultimes de l'inflorescence, il ne semble pas qu'on ait accordé, jusqu'à une date récente, autant d'intérêt au plan général de ramification ; pourtant, on trouve dans des travaux récents, qui parfois s'opposent dans leurs conclusions (Koyama 1961 ; Kern 1962), des remarques intéressantes concernant la ramification générale des inflorescences ; en gros, Koyama semble ainsi pencher en faveur d'inflorescences de nature monopodiale, exception faite des Mapanioïdées, alors qu'au contraire Kern paraît très favorable à l'interprétation, dans la quasi-totalité de la famille, des épillets comme sympodiaux. Koyama définit en outre des types d'épillets en fonction des types de préfeuille qu'il reconnaît ; nous reviendrons plus loin sur ces prétendues variations.

1. MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DES INFLORESCENCES

A. Les inflorescences étagées

Lorsqu'on examine une plante entière de Cypéracées comme *Scleria verrucosa, Rhynchospora eximia, Fuirena stricta,* on constate que l'inflorescence totale, au contour général très allongé, peut aisément être décomposée en inflorescences partielles étagées sur une fraction importante de la longueur de la tige (fig. 2) ; chacune de ces inflorescences partielles est axillée par une bractée foliacée ; ces bractées présentant généralement une transition très graduelle de bas en haut, depuis des pièces tout à fait semblables aux feuilles jusqu'à des pièces beaucoup plus courtes, souvent scarieuses.

Les rameaux axillaires portent à leur base une préfeuille adossée à l'axe tout à fait typique de Monocotylédones ; il en est de même pour les ramifications d'ordre plus élevé, les axes d'ordre ultime portant les dernières préfeuilles avant la structure inflorescentielle qu'il est convenu de nommer « épillet » chez les Cypéracées ; cet épillet se trouve précisément délimité par le fait qu'il ne contient jamais de préfeuille, en raison de sa structure de racème indéfini de fleurs latérales — à l'exclusion tout au moins des Mapanioïdées, où la fleur femelle paraît bien terminale. Bien entendu cet épillet « morphologique » ne correspond pas toujours à l'épillet « physionomique », au sens courant des flores ; ainsi, chez *Carex,* si l'épillet mâle est bien constitué par l'épi mâle entier, l'épillet femelle, par contre, semble réduit à la fleur ♀ contenue dans l'utricule — dont la nature préfoliaire est généralement admise. Dans d'autres genres, la nature de l'épillet sera matière à controverse, et fonction de la reconnaissance d'une pièce comme préfeuille (cas de *Lipocarpha* par exemple). Cette délimitation de l'épillet par la préfeuille a été

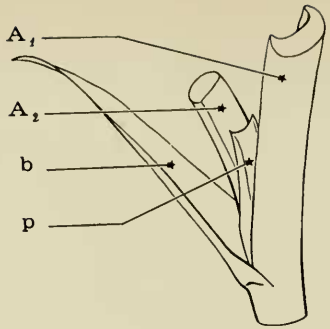

Fig. 1. Schéma d'une ramification inflorescentielle de Cypéracées, montrant l'axe primaire A_1 canaliculé au-dessus du noeud, l'axe secondaire A_2 axillé par la bractée b et portant la préfeuille adossée p.

bien soulignée par Koyama (1961, p. 41 : « differentiate rachillae from branches ») ce qui ne l'empêche pas, comme nous le verrons plus loin, d'appliquer à tort ce principe.

Pour en revenir à la ramification générale des Cypéracées à inflorescence étagée, il n'y a aucune raison de ne pas admettre le caractère latéral et subordonné des inflorescences partielles, à l'exception de la supérieure, qui termine la tige.

Altération des tiges au niveau des noeuds inflorescentiels

On peut observer, chez ces plantes à inflorescence étagée, un autre fait intéressant : la tige, dans sa partie inférieure strictement végétative, conserve une section sensiblement constante en-dessous et en-dessus des noeuds. Par contre, dès le départ du premier rameau inflorescentiel latéral, soit immédiatement au-dessus de la première bractée, la section de la tige est affectée, de façon souvent très nette (comme par exemple chez *Caustis),* par une échancrure, dont la taille correspond assez bien, au moins au départ, à la section du rameau émis (fig. 1) ; la tige est alors canaliculée ; le canal se prolongeant souvent jusqu'au noeud suivant, il est impossible d'expliquer son existence par un phénomène de compression à l'intérieur de la gaine bractéale. Ainsi la ramification simule-t-elle une sorte de fission de la tige en deux fractions inégales.

On pourrait penser que le méristème caulinaire, peu affecté par la production d'ébauches purement foliaires, l'est bien plus quand il produit un méristème secondaire inflorescentiel (ou, comme nous le verrons plus loin, simplement floral) ; dans bien des cas, ce méristème ne serait restauré qu'immédiatement sous le noeud suivant, juste avant une nouvelle « pseudofission » affectant un autre secteur. Une fois dépassée la phase purement végétative, on observerait donc le long de la tige une succession alternante de

phases de restauration-production (résultant de l'activité méristématique) et d'élongation sans restauration (résultant d'une croissance intercalaire). Cette hypothèse, fondée sur l'aspect d'organes adultes, aurait évidemment à être confirmée par des études ontogéniques.

Caractère racémeux des inflorescences partielles

Si l'on examine maintenant l'une quelconque des inflorescences partielles de, par exemple, *Rhynchospora eximia,* ou encore *R. rugosa,* on y trouve toujours deux sortes d'épillets : les uns font immédiatement suite à la préfeuille de leur axe, sans aucune ramification intermédiaire ; les autres sont au contraire séparés de leur préfeuille par plusieurs entrenoeuds portant chacun une bractée et un rameau latéral (fig. 2) ; on constate ainsi la structure monopodiale des inflorescences, tout au moins au niveau de la ramification géné-

Fig. 2. Inflorescence étagée d'un *Rhynchospora :* à gauche, vue générale de la plante ; à droite, schéma des inflorescences partielles supérieures.

rale. Cette constatation, plus aisée chez *Rh. eximia* du fait du nombre assez faible d'épillets et de l'allongement des axes, peut être faite dans bien d'autres espèces et d'autres genres, comme *Fuirena*, ou encore *Scirpus* ou *Fimbristylis*, dont les inflorescences sont cependant plus contractées et correspondent déjà à des « ombelles ».

Au sein d'une espèce donnée, le nombre des inflorescences partielles, et donc la richesse des panicules, sont très variables, et paraissent en bonne corrélation avec la vigueur apparente de l'individu. Ainsi les plantes les plus faibles montrent-elles une *inflorescence minimale* très appauvrie, panicule ou épi terminal unique, parfois même le seul épillet terminant la tige.

Hypothèse des inflorescences de renfort

Nous avons été amené, à la faveur de la diffusion récente des idées de W. Troll par Maresquelle et Y. Sell, à envisager les inflorescences partielles des Cypéracées à inflorescence étagée comme des *inflorescences de renfort*. A condition d'admettre que l'initiation de ces renforts intervient très tôt, avant même l'épanouissement de l'inflorescence minimale terminale, nous pensons que cette assimilation ne rencontre aucun obstacle majeur, et apporte au contraire un renouveau très utile dans l'interprétation d'inflorescences jusqu'ici considérées simplement comme sujettes à un grand polymorphisme.

La floraison des diverses inflorescences partielles semble bien, dans la plupart des cas, suivre le sens basipète, normal pour des inflorescences de renfort ; nous avons pu observer, dans des jeunes inflorescences de *Scleria*, que l'épillet femelle terminal était le premier épanoui ; mais dans la plupart des cas, la durée même de floraison de chaque renfort masque complètement la succession de leurs épanouissements, de sorte que la floraison de tous les niveaux semble à peu près simultanée ; même si cela était, ce n'est pas contradictoire avec la notion de renfort ; l'inflorescence des Cypéracées paraît devoir être considérée comme « évoluée » en ce sens que dans la zone inflorescentielle tout axe purement végétatif est inexistant ; la persistance d'un état végétatif ne transparaît que dans la nature foliacée des bractées inférieures, ou l'allongement des entrenoeuds inférieurs ; cette « homogénéisation » (Sell 1969) des rameaux inflorescentiels peut très bien s'accompagner du phénomène de « racémisation », qui tend à inverser l'ordre normal de floraison des renforts. Nous verrons plus loin l'intérêt que présente cette hypothèse dans l'interprétation de l'ombelle du Papyrus.

B. Les anthèles ou « ombelles »

Si l'on passe aux anthèles que présentent divers genres de Scirpées *(Scirpus, Fimbristylis)* ou de Cypérées *(Cyperus, Pycreus, Mariscus)*, on constate très aisément une homologie frappante entre les « rayons » des anthèles ou ombelles et les inflorescences partielles des exemples précédents. Seul l'aspect général de la plante est modifié, par contraction de l'axe principal

de l'inflorescence, qui devient parfois subnul, et qui se trouve remplacé, dans sa fonction de hampe florale, par le dernier entrenoeud végétatif (fig. 3). A partir de ce type, il suffit de raccourcir tous les entrenoeuds inflorescentiels pour aboutir aux structures compactes ou « têtes » observables dans les genres les plus divers.

Quel que soit le degré de contraction atteint, on peut toujours, dans les genres énumérés ci-dessus, trouver la même structure générale monopodiale, avec des épillets latéraux proches de leur préfeuille, et des épillets terminaux dont la préfeuille est distante.

Explication du polymorphisme apparent des anthèles

Si l'on considère les inflorescences partielles de *Scleria* ou *Rhynchospora* comme des inflorescences de renfort, on peut aussi appliquer ce concept aux rayons des anthèles de *Cyperus, Scirpus* ou *Fimbristylis.* Comme, selon les théories de Troll, les renforts peuvent eux-mêmes engendrer, en fonction de la vigueur de la plante, des renforts de second, troisième, . . . n^{e} ordre, on obtient ainsi une explication satisfaisante de la variabilité morphologique apparente des « ombelles » dans ces genres, ombelles qui furent jadis qualifiées de simples, composées, décomposées, supradécomposées, etc. . . . selon leur degré de ramification ; celui-ci fut ainsi, bien à tort, utilisé comme caractère taxonomique pour fonder des variétés *« simplex »*, *« subdecompositus »*, etc. . . qui encombrent aujourd'hui fort inutilement la nomenclature.

En poussant plus loin l'analyse de ces inflorescences ombelliformes en fonction de la théorie des renforts. on peut rendre compte de la plupart des formes aberrantes d'inflorescences. En effet, nous avons dit plus haut que

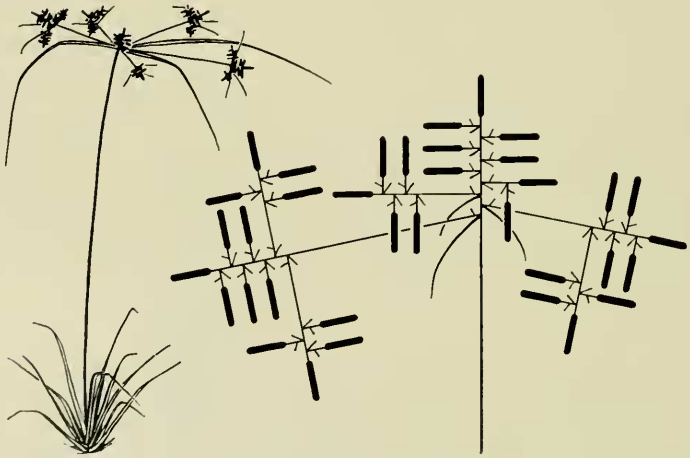

Fig. 3. Anthèle d'un *Cyperus :* à gauche, vue générale de la plante ; à droite, schéma de l'anthèle.

l'initiation des renforts paraissait nettement antérieure à leur épanouissement ; ainsi, les conditions de nutrition responsables de l'ampleur de la ramification ne sont pas nécessairement celles régnant au moment de l'anthèse. Si ces dernières sont moins bonnes, on assistera tout bonnement à l'avortement des renforts, dont seules les parties végétatives seront visibles ; cela peut s'observer chez *Scleria*, où les renforts les plus inférieurs avortent fréquemment.

Si par contre les conditions de nutrition sont sensiblement améliorées depuis l'initiation des renforts, la réaction de l'inflorescence sera très particulière ; l'initiation des renforts étant terminée, l'inflorescence ne peut s'adjoindre de nouveaux axes ; par contre elle verra les épillets existants poursuivre leur croissance bien au-delà des normes habituelles, produisant alors des épillets très longs, très florifères, qui donnent à la plante un aspect tellement particulier que dans certains cas des espèces nouvelles ont été décrites, tel *C. locuples* C. B. Clarke, qui n'est qu'un *C. sphacelatus* Rottb. aux épillets anormalement allongés. Un tel allongement des épillets peut se constater çà et là dans toutes les Cypéroïdées, ainsi chez *Pycreus macrostachyos* (Lam.) J. Rayn., *Cyperus rotundus* L., ou encore *Cyperus congensis* C. B. Cl., chez qui nous avons nous-même constaté, à Kayar (Sénégal) la succession au cours d'une année des deux formes d'inflorescences : les premières, initiées en fin de saison sèche, mais s'épanouissant à la montée des eaux, avient des rayons peu divisés et des épillets longs ; les inflorescences produites plus tard étaient d'un type beaucoup plus ordinaire, à rayons divisés et épillets courts.

Reconnaissance de l'inflorescence minimale

Si, dans les inflorescences étagées, on a une idée empirique de ce qu'est l'inflorescence terminale principale, dans les ombelles celle-ci se trouve noyée dans la masse inflorescentielle, et ne s'en distingue pas aisément. On a vu qu'il ne faut pas compter sur une *disjonction morphologique* comparable à celles que Sell décrit dans les Acanthacées, car aucun axe inflorescentiel ne porte de pièces purement végétatives ; cependant il nous a paru intéressant d'étudier la variation quantitative de certaines grandeurs en fonction du niveau dans l'inflorescence ; cette étude a pour l'instant été pratiquée sur *Cyperus longus ;* les résultats en sont donnés dans le diagramme de la fig. 4 ; ont été mesurées, à chaque noeud de la tige inflorescentielle : les longueurs de la bractée, de la préfeuille, de l'entrenoeud du rameau entre préfeuille et bractée suivante ; enfin le nombre total d'épillets portés par le rameau a été noté. On constate que sur toutes les courbes une rupture existe quand on passe des axes simples — ou presque, le dernier portant 2 épillets — aux rameaux porteurs d'anthèles partielles de 2e ordre, à nombre d'épillets plus grand. Nous pensons que cette rupture met en évidence l'inflorescence centrale, qui est un épi simple (le rameau inférieur excepté) ; de fait, chez *Cyperus longus*, l'inflorescence minimale n'est jamais, à notre connaissance, réduite à un épillet unique, mais toujours à un épi simple de cet ordre.

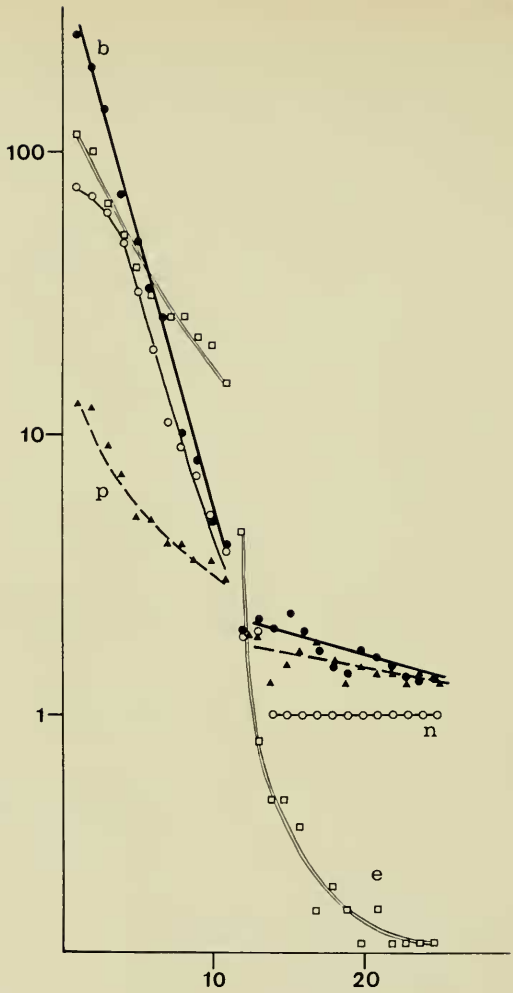

Fig. 4. Diagramme montrant, pour une inflorescence de *Cyperus longus* L., la variation de taille des bractées (b, ronds noirs), des préfeuilles (p, triangles noirs) et des entrenoeuds de base des rameaux, entre préfeuille et bractée suivante (e, carrés blancs) ; en abscisses, les niveaux successifs, de bas en haut ; en ordonnées les dimensions en mm, ainsi que le nombre d'épillets portés par chaque rameau, correspondant à la courbe n (ronds blancs).

Il nous paraît également remarquable que cette inflorescence centrale, tant sur la tige principale que sur les renforts de premier ordre, semble comprendre un nombre assez fixe d'épillets, toujours situé dans nos observations, entre 10 et 12 ; au-dessus de ce nombre intervient obligatoirement l'apparition de renforts, qui donnent à l'inflorescence un degré de ramification supplémentaire.

Ainsi constatons-nous que, loin d'être caractéristique de l'espèce, la ramification de l'ombelle des Cypéroïdées peut varier considérablement en fonction des conditions stationnelles ; par contre il peut sembler intéressant de rechercher à quel point la délimitation des inflorescences centrales, de leur nature et de leur composition, pourrait fournir des critères taxonomiques jusqu'ici peu exploités.

Cas particulier du Papyrus : rayons collatéraux et troncature

Nous avons voulu étudier dans le même but l'ombelle si caractéristique de *Cyperus Papyrus* L. Cette étude nous a fourni deux nouveaux faits intéressants :

— Dans *C. Papyrus* le nombre des bractées inflorescentielles est bien moindre que celui des rayons de l'ombelle ; ce fait tout à fait anormal avait déjà été signalé par Kükenthal, mais celui-ci en donnait une explication tout à fait erronée (avortement de la plupart des bractées par compression) ; ce caractère particulier semble avoir été ignoré des auteurs plus récents. Il nous semble très facile d'expliquer cette inflorescence en admettant l'existence, à chaque bractée, de *bourgeons collatéraux* produisant non pas un rayon unique, mais un rang de rayons tous équivalents, munis chacun de sa préfeuille adossée (fig. 5). De tels bourgeons ont été signalés récemment dans le système racinaire de *Cyperus esculentus* L. (G. Lorougnon) mais semblent une nouveauté pour l'inflorescence des Cypéracées. Ces phalanges de rayons collatéraux nous paraissent tout à fait semblables aux inflorescences des Musacées (« mains » de bananes).

Si l'on compte, noeud par noeud, le nombre de rayons collatéraux produits à chaque aisselle, on obtient la courbe de la fig. 6, qui montre une augmentation basipète de ce nombre jusqu'à un maximum, puis une diminution vers la base de l'ombelle.

— En outre, fait déjà établi par Clarke et Kükenthal, la tige principale ne porte *aucune inflorescence terminale*. Sur les rayons eux-mêmes, ce phénomène est plus nuancé, mais il est fréquent que l'épillet terminal manque. Nous trouvons très naturel d'assimiler ceci aux *troncatures* signalées par Sell, troncatures qui pour lui vont de pair avec une homogénéisation et une racémisation poussées. Or il nous semble évident que l'homogénéisation des rameaux inflorescentiels n'est nulle part aussi poussée que chez *C. Papyrus*, tous étant terminés par une anthèle secondaire simple. De plus, si l'on admet — ce qui n'a rien de choquant — que le phénomène de renfort intervient ici non pas par une ramification plus poussée mais par le développement de

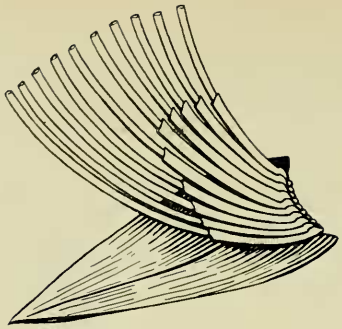

Fig. 5. Une bractée de l'inflorescence de *Cyperus Papyrus* L. et sa phalange de rameaux collatéraux.

bourgeons collatéraux plus nombreux, la courbe de la fig. 6 correspond tout à fait au phénomène de racémisation intervenant pour contrarier l'enrichissement basipète.

Pour MARESQUELLE et SELL, une telle inflorescence tronquée représente un stade évolutif plus poussé que l'inflorescence renforcée normale ; il nous paraît que *C. Papyrus* représente lui aussi, et pas seulement par ses caractères inflorescentiels, un stade assez avancé dans le genre *Cyperus ;* on doit remarquer qu'il n'en est pas forcément de même de toutes les espèces considérées comme appartenant à la même section ; ainsi *C. prolifer* LAM., qui présente la même ombelle tronquée, à rayons très homogènes, n'a pourtant pas de rayons collatéraux, chacun d'eux possédant sa bractée étroite.

2. NOTES CRITIQUES SUR LA PRÉFEUILLE

Nous avons insisté sur le fait que pour nous il n'y a aucune différence dans la ramification générale des inflorescences chez, par exemple, *Rhynchospora, Scirpus* ou *Cyperus.* Ceci vient contredire catégoriquement les assertions formulées par KOYAMA en 1961, concernant en particulier les préfeuilles, affirmations dont l'auteur ne donne pas la source, et qu'il nous a été impossible de contrôler malgré de nombreuses observations sur les espèces les plus variées.

En substance, pour KOYAMA, la préfeuille des Cypéracées n'en est pas une véritable, parce que, écrit-il, elle n'apparaît que tardivement au cours de l'évolution, par « métamorphose » d'une bractée florale ordinaire ; chez *Scirpus* l'épillet n'aurait pas de préfeuille à sa base — ainsi qu'il le figure l. c. p. 45, fig. U — ; plus tard apparaîtraît chez *Cyperus* une « préfeuille intraspiculaire » qui, parce que selon lui peu distincte de la glume suivante et contiguë à celle-ci, ne serait que la glume inférieure « métamorphosée ». De

là l'auteur tire des conclusions sur la phylogénie, et se croit autorisé à distinguer des types « scirpoïde » et « cypéroïde » d'épillets.

Disons-le tout de suite, cette interprétation est manifestement erronée ; son auteur aurait pu l'éviter d'autant plus facilement qu'il explique, à un autre endroit (l. c. : 43) comment une préfuille est « invariably close to the lower bract which subtends the spikelet or its peduncle » et comment, dans les épillets sont souvent pédonculés : la préfeuille est distante (à la base de la apart from the body of the spikelet ». Or, nous l'avons toujours constaté, c'est ce qui arrive chez la plupart des *Scirpus, Eleocharis* ou *Fimbristylis,* dont les épillets sont souvent pédonculés la préfeuille est distante (à la base de la « tige » chez certains *Eleocharis)* mais jamais absente ; et, lorsque les épillets sont subsessiles, la préfeuille se trouve immédiatement en-dessous de la première glume (dans les épillets latéraux du moins), exactement comme dans

Fig. 6. Variation, du bas au haut de l'anthèle (ordonnées), du nombre de rayons collatéraux par bractée (abscisses) chez *Cyperus Papyrus* L.

les *Cyperus* qui, bien entendu, n'ont aucune espèce de « préfeuille intraspiculaire » particulière ; si cette fameuse préfeuille intraspiculaire existait, on se demande comment T. Koyama expliquerait les épillets terminaux, constants chez *Cyperus* (sauf troncature) et qui se trouvent séparés de leur préfeuille par plusieurs entrenoeuds de l'axe inflorescentiel.

Il résulte de ce qui précède que, la préfeuille tant des *Scirpus* que des *Cyperus* nous semblant toujours présente et à sa place normale, avec une morphologie caractéristique, nous ne voyons absolument aucune raison de supposer une nature secondaire et particulière à la préfeuille des Cypéracées, qui pour nous cadre tout à fait avec ce que l'on sait des autres préfeuilles de Monocotylédones.

3. TYPES D'ÉPILLETS ET PHYLLOTAXIE

Par ailleurs, pour ce qui est de leur préfeuille, les épillets des prétendus types « scirpoïde » et « cypéroïde » de Koyama nous paraissent rigoureusement identiques, de même que ceux des *Rhynchospora*. La seule différence qui subsiste alors chez *Cyperus* sensu lato est l'épillet normalement distique. Mais nous savons combien cette distinction est sujette à exceptions ; *Cyperus Michelianus* (L.) Link, dont la subsp. *Michelianus* a des épillets hélicoïdes, et la ssp. *pygmaeus* (Rottb.) Asch. & Graebn. des épillets distiques ; *Cyperus hamulosus* M. Bieb. (hélic.) est très affime de *C. squarrosus* L. (distique) ; *Scirpus cubensis* Poepp. & Kth., par tous ses caractères sauf son épillet spiralé, se rapproche des *Cyperus* sect. *Anosporum*, etc. Chez les *Fimbristylis* il y a de même une tendance à la distichie dans la sect. *Abildgaardia*, mais elle n'est pas réalisée aussi parfaitement dans toutes les espèces. D'une façon plus générale l'orthostichie n'est pas très stable, et une très légère modification peut la faite disparaître, comme chez les diverses formes de *Fuirena stricta* Steud. Enfin dans les Sclerieae ou les Cryptangieae nous croyons avoir montré (chez *Afrotrilepis*, chez les *Scleria* sect. *Hypoporum)* qu'un épillet distique à sa base peut se spiraliser progressivement vers le sommet.

Plutôt que s'attarder à un caractère externe finalement assez artificiel, peut-être vaudrait-il mieux parler en termes d'hélices foliaires ; on trouverait peut-être alors des raisons de distinguer vraiment *Scirpus* de *Cyperus*, en admettant dans ce dernier les épillets à deux hélices, que celles-ci soient redressées ou spirales ; à notre avis les aspects observés chez *Cyperus Michelianus* ou *Scleria* sect. *Hypoporum* mériteraient d'être confrontés avec ce que l'on sait aujourd'hui de la spirodistichie, étudiée de façon si détaillée chez les Commélinacées (M. Snow).

4. CARACTÈRE MONOPODIAL DE L'ÉPILLET.

Il nous reste à traiter un point important, car récemment controversé lui aussi, soit la nature profonde de la ramification au sein de l'épillet, chez les Cypérées, les Scirpées ou les Rhynchosporées. KERN (1962) a en effet proposé d'expliquer certains traits de ces épillets par une nature sympodiale. Il appuie son argumentation 1/ sur la morphologie en zig-zag de la rachille aplatie ; 2/ sur la présence dans beaucoup d'espèces, de bases de glumes décurrentes, le long de la rachille, en ailes plus ou moins persistantes. Selon lui, ces traits dénoteraient l'existence, non d'un sympode ordinaire, mais d'un rhipidium, c'est-à-dire d'une structure sympodiale où la concrescence des bractées avec l'axe le long d'un entrenoeud les replace dans une position simulant un racème (voir fig. 7, a : monopode ; b : sympode normal ; c : rhipidium ; d : rhipidium avec avortement de la première fleur).

Notons en premier lieu que, dans cette hypothèse, toutes les bractées sont en fait les préfeuilles de l'axe précédent ; or les glumes d'un épillet de *Cyperus* n'ont pas les caractères de préfeuilles ; nous avons même vu qu'elles se distinguent généralement très bien, par la forme, de l'unique préfeuille située à la base de l'épillet. Passons toutefois sur ce premier argument.

Si KERN a raison, il faut avouer que l'examen de l'épillet dans sa partie moyenne ne nous renseigne en aucune manière : les schémas 7a, 7c ou 7d sont également valables ; mais si l'on s'intéresse à la base de l'épillet, il en va autrement : les seules hypothèses possibles sont 7a (racème) ou 7d (rhipidium à première fleur avortée). Si nous acceptons l'hypothèse de KERN, la rachille prendra son aspect aplati dès la première soudure supposée avec l'axe (fig. 7d, niveau B') de la partie inférieure de la glume ; elle n'aura aucune raison de changer d'aspect par la suite. Si par contre cet aplatissement est d'origine

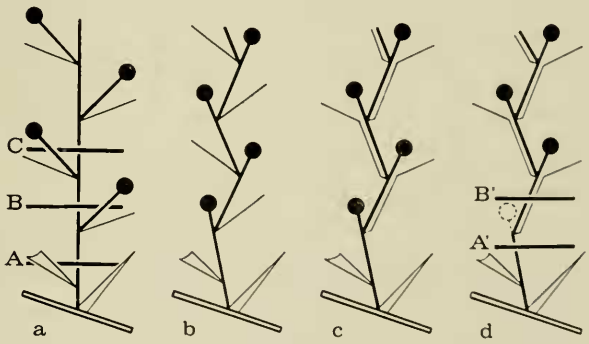

Fig. 7. Les différentes structures possibles pour l'épillet de *Cyperus :* a, monopode ; b, sympode simple ; c, rhipidium ; d, id., avec avortement de la fleur inférieure. En A, B, C et A', B', les différentes sections transversales possibles de la rachille.

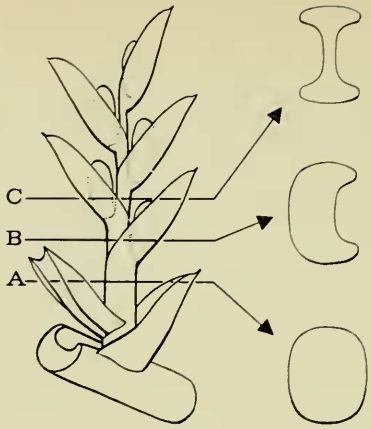

Fig. 8. Epillet de *Cyperus* et les sections transversales de la rachille A, B, C effectivement observées.

toute différente, causé par le phénomène d'altération de la section caulinaire par le départ d'un méristème floral, comme nous l'avons dit au début de cet article, alors on observa une première altération, d'un côté, à partir de la première glume (fig. 7a, niv. B), l'aspect aplati (par ablation de deux secteurs opposés) n'apparaissant qu'à partir de la seconde glume (fig. 7a, niv. C).

En résumé, dans l'hypothèse sympodiale la rachille devra changer de section en une seule fois ; dans l'autre hypothèse elle changera en deux temps, à deux niveaux différents. Or il suffit d'examiner en détail la base d'un épillet de *Cyperus,* et, au besoin, d'y pratiquer des sections transversales, pour se convaincre qua la seconde hypothèse est la bonne (fig. 8) : la section de l'axe, de presque circulaire (A), devient d'abord semi-circulaire au-dessus de la première glume (B), et subplane seulement au niveau de la seconde (C). Il est clair, pour nous, que la rachille des *Cyperus* est tout simplement canaliculée sur deux faces par l'émission des fleurs latérales, tout comme l'émission des rayons de l'anthèle entame la section de la tige principale.

Il en va exactement de même chez *Fimbristylis* ou *Rhynchospora,* les canalicules étant alors hélicoïdaux. Les « ailes » persistantes sur la rachille peuvent être attribuées à un phénomène de décurrence, d'ailleurs fréquent dans la famille (tiges ailées des *Scleria,* par exemple) ; quant à la forme en zig-zag des rachilles de *Cyperus,* elle est plus ou moins marquée, et s'accentue en général à maturité ; on peut certainement l'expliquer par des tensions mécaniques dues à la maturation des akènes.

Pour ce qui est de la ramification interne de l'épillet, nous nous rallions donc à l'opinion de Koyama, pour qui elle est monopodiale, même chez *Scleria,* ceci malgré l'apparence faussement latérale dans ce genre de la partie

supérieure mâle de l'épillet, qui se trouve déjetée par la croissance disproportionnée de la fleur femelle.

Il n'est pas dans notre propos de soumettre ici à l'approbation du monde botanique quelque nouvelle classification de la famille ; notre conclusion sera toutefois que, hormis les Mapanioïdées qui semblent à bien des égards devoir conserver leurs distances, le reste des Cypéracées demeure un groupe bien homogène, où la distinction de sous-familles sur des caractères aussi faibles que la fertilité complète ou non des glumes de l'épillet, n'est peut-être pas pleinement justifiée. Il peut paraître prudent de conserver la distinction des Cyperoideae à fleurs hermaphrodites et des Caricoideae à fleurs unisexuées, mais il nous reste bien des efforts à faire avant de saisir vraiment leurs possibles interrelations, ainsi que les filiations entre les tribus.

BIBLIOGRAPHIE

Clarke, C. B. On the Indian species of *Cyperus*, with remarks on some others that specially illustrate the subdivisions of the genus. Journ. Linn. Soc. 21, 202 p., 4 tab. (1884).

Holttum, R. E. The spikelet in Cyperaceae. Botanic. Rev. 14: 525—541 (1948).

Kern, J. H. New look at some Cyperaceae mainly from the tropical standpoint. Adv. Science 19 (78): 141—148 (1962).

Koyama, T. Classification of the Family Cyperaceae (1), Journ. Fac. Sc. Univ. Tokyo, sect. Bot. 8: 37—148 (1961).

Lorougnon, G. Etude morphologique et biologique de deux variétés de *Cyperus esculentus* L. (Cypéracées), Cah. O.R.S.T.O.M., ser. Biol. 10 : 35—63 (1970).

Raynal, J. Notes cypérologiques. 1. *Afrotrilepis*, nouveau genre africain, Adansonia, ser. 2, 3 : 250—265 (1963).

Sell, Y. Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Etude particulère des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncature. Ann. Sci. Nat., ser. 12, 10 : 225—300 (1969).

Snow, M. Spirodistichy re-interpreted. Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, Biol. Sc., 239: 45—88 (1955).